UN NOUVEAU SAURICHTHYIDAE (PISCES, ACTINOPTERYGII), SAURICHTHYS NEPALENSIS N. SP., DU TRIAS INFÉRIEUR DES ANNAPURNAS (THAKKHOLA, NEPAL) ET SA SIGNIFICATION PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUE

par

Laurence BELTAN (1) et Philippe JANVIER (2)

Résumé — Saurichthys nepalensis n.sp., caractérisé principalement par des dents vomériennces de grandes dimensions, a été découvert dans le Trias inférieur (Scythien) de la région de Thini Gaon, dans la partie Nord-Ouest du massif des Annapurnas, au Népal. Par son endocrâne fortement ossifié, cette espèce est proche de celles décrites dans l'Eotrias de Madagascar et du Spitsberg. Cette découverte confirme la très vaste répartition géographique des Saurichthyidés dès le Trias inférieur.

Abstract — Saurichthys nepalensis n.sp., is mainly characterized by its remarkably large vomerian teeth and has been discovered in the Lower Triassic (Scythian) of the Thini Gaon region, in the North-Western part of the Annapurnas, in Nepal. The well ossified endocranium of this species is consistent with its age, as it is also the case in the Eotriassic species from Madagascar and Spitsbergen. This discovery further emphazies the almost world-wide distribution of this genus as early as the Lower Triassic.

Mots-clés : Actinoptérygien, nouvelle espèce, Trias inférieur, Asie, Nepal, anatomie paléobiogéographie.

Keys-words: Actinopterygian, new species, Lower Triassic, Asia, Nepal, anatomy, palaeobiogeography.

INTRODUCTION

Le Saurichthyidé décrit ici a été découvert par M.M. Michel Colchen et Jean-Pierre Bassoulet au Népal, dans la région de la Tahkkhola, qui s'étend sur le flanc

Cybium 3e Série, 1978 (4): 17-28

Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

⁽²⁾ Université Paris 7, Laboratoire d'Anatomie comparée, place Jussieu, 75005 Paris.

nord-ouest du massif des Annapurnas (fig. 1). La pièce a été trouvée en éboulis, sur les hauteurs situées au nord du village de Thini Gaon (district de Jomossom), mais sa gangue rappelle le faciès du Scythien inférieur de cette région (daté par les Ammonites; Bassoulet et Colchen, 1976) et il est pratiquement certain qu'elle provient de ce niveau.

Cette pièce a été dégagée à l'acide formique à 5 %. A la suite d'une erreur, de trop grandes quantités de consolidant (plexigum) ont été mises sur cette pièce, masquant malhreusement certains détails. Par la suite, il a été impossible de retirer cet excédent en raison de la fragilité du fossile.



Fig. 1 - Localisation du gisement type de Saurichthys nepalensis n.sp. (étoile).

ETUDE ANATOMIQUE ET SYSTEMATIQUE

Six principaux genres (Saurichthys, Acidorhynchus, Gymnosaurichthys, Browneichthys, Systolichthys, Brevisaurichthys) sont incorporés dans la famille des Saurichthyidae. Le spécimen trouvé dans le Trias du Népal est attribué au genre Saurichthys Agassiz. Ce genre qui apparaît au début du Trias pour s'éteindre au Rhétien montre une grande répartition géographique. En effet, il est présent dans l'Eotrias du Spitsberg (S. ornatus Stensiö, S. wimani (A.S. Woodward)), dans l'Eotrias de Madagascar (S. madagascariensis Piveteau, S. piveteaui Beltan), dans le Trias inférieur de la Colombie britannique (Saurichthys sp. Schaeffer et Mangus). En Australie Saurichthys est signalé par les espèces S. gigas, S. gracilis Smith Woodward. On

connaît S. daubrei Firtion dans le Werfenien des environs de Wasselonne (Bas-Rhin), S. apicalis (1) Agassiz dans le Muschelkalk et le Keuper inférieur d'Allemagne, S. mougeoti Agassiz dans le Muschelkalk et la Lettenkole de France et d'Allemagne. Ce genre a été aussi découvert dans le Trias moyen de Lombardie S. curioni (Belloti), dans le Muschelkalk supérieur de la Catalogne espagnole. Il est présent dans le Trias supérieur des environs de Salzburg (S. krambergeri Schlosser), dans le Trias supérieur de la région de Lunz (Autriche) (S. calcaratus Griffith) et aussi dans le Rhétien du N.W. de l'Europe (S. acuminatus Agassiz).

Le spécimen étudié est le premier Saurichthys connu dans les formations triasiques du Népal. Il s'agit d'un fragment de crâne comprenant la partie postérieure de la région ethmoïdale et la portion antérieure de la région orbitotemporale et mesurant 7,5 cm environ (2). Quelques structures anatomiques sont bien observables. L'endosquelette a une texture spongieuse qui est bien mise en évidence grâce au dégagement à l'acide acétique, mais la structure de l'os a été modifiée par l'épigénisation. En plusieurs endroits le fossile présente des excavations, qu'il faut éviter de confondre avec des foramens ou des cavités anatomiques.

Ordre: SAURICHTHYIFORMES

Famille: Saurichthyidae

Genre: Saurichthys Agassiz 1834

Comme les Paleoniscidae, le genre Saurichthys possède un endocrâne d'une seule pièce, sans sutures où plages cartilagineuses délimitant les unités osseuses. Seuls les caractères anatomiques permettent de circonscrire les zones.

Face dorsale du neurocrâne (Pl. IB).

L'analyse de celle-ci sera très brève, car elle est en mauvais état de conservation. Recouverte d'un enduit dans la région postrostrale, elle montre en arrière de la cavité nasale de nombreuses excavations plus ou moins profondes. Entre les deux limites postéro-internes des échancrures orbitaires, se trouve une dépression qui devait englober la fontanelle ; en tout cas si celle-ci existait, elle devait être très réduite.

Dans la région postorbitaire, on observe quelques rameaux dorsaux du glossopharyngien et du nerf vague, et dans la région ethmoïdale deux sillons longitudinaux pour les branches ophtalmiques superficielles du trijumeau.

⁽¹⁾ Espèce type.

⁽²⁾ Les restes fossiles permettent de penser que l'animal était de grande taille, 35 à 40 cm environ.

Région ethmoïdale (fig. 2, 3, 5, 7; Pl. I A, D).

Celle-ci est observable du planum anteorbitale qui constitue sa limite postérieure jusqu'à 4 cm au delà de la fosse nasale (nc). Très large dans sa marge postérieure et relativement haute, la région ethmoïdale décroît rapidement en largeur et en hauteur, en avant des narines et devait s'effiler en un très long rostre comme chez S. elongatus de l'Eotrias du Spitsberg (Stensiö 1925). Le planum anteorbitale concave vers l'arrière est percé médialement, vers les 2/3 de sa hauteur à partir de la surface ventrale, par le canal olfactif (c. olf) dans lequel pénètre le nerf olfactif se dirigeant vers la cavité nasale, après avoir traversé l'orbite (fig. 5). La figure 3 représente le fossile en vue antérieure. Sur cette "section", on observe en position ventrolatérale l'ouverture du canal qui devait laisser passer le nerf buccal latéral, le rameau maxillaire du trijumeau et des vaisseaux (S. max. buc.). Ce canal était délimité par la masse osseuse ethmoïdale, le rostroprémaxillaire (R. Pmx) et la lamelle labiale de celui-ci (m. lam.). Ce canal devait être le prolongement antérieur du sillon qui parcourait latéralement la surface ventrale de la région ethmoïdale. Cette disposition est tout à fait comparable à celle des Saurichthyidae dont l'endocrane est connu (Stensiö 1925, 1932; Beltan 1968), et aussi celle de Pteronisculus, Boreosomus Nielsen 1942.

Ventralement, la région ethmoïdale montre dans sa partie postéromédiale une excavation dont le contour n'est pas précis et dans laquelle devait s'emboîter le palatin (fac. art. pal.). Symétriquement par rapport à l'axe longitudinal du fossile, nous observons des fragments antérieurs de l'appareil palatomaxillaire droit (pal. qu. max).

Sur la face latérale (fig. 2), on note la présence du nasaloantéorbitaire (Na.ant) assez développé, à peu près triangulaire et dans lequel s'ouvrent les 2 narines (na_1 et na_2). La narine antérieure est à peu près 2 fois plus importante que la narine postérieure, et sa partie supérieure remonte vers le toit crânien. Echancré postérieurement par l'orbite, cet os montre des stries de radiations dont le centre se situe probablement entre les 2 narines. En dessous et en avant du nasaloantéorbitaire s'étend le rostroprémaxillaire (R. Pmx), dans lequel on semble discerner le canal infraorbitaire (ioc). Par endroits, on observe des petites plages ornementées, mais cette ornementation est trop fragmentaire pour être précisée.

Des os dermiques sont observables sur la face ventrale de la région ethmoïdale. Les rostroprémaxillaires (R. Pmx) émettent des lamelles labiales (m. lam) pourvues de dents. On remarque de grosses dents coniques séparées par de petites dents et d'autres d'importance moyenne. En outre, on distingue les vomers (Vo) très développés se rencontrant suivant une suture médiane, et munis de très nombreuses dents minuscules. Dans leur région postérieure, les vomers s'écartent et montrent dans celle-ci de très nombreuses dents assez fortes. En général les dents vomériennes sont toutes petites chez les Saurichthyidae. Les sutures postéromédiales des vomers forment un V renversé dans l'angle duquel s'encastre la partie antérieure

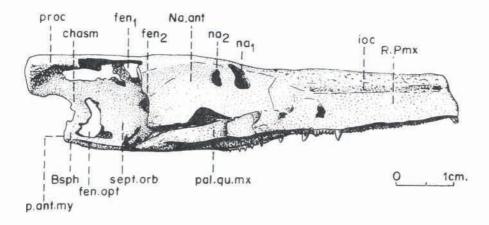


Fig. 2 – Saurichthys nepalensis n.sp. Régions ethmoïdale et orbito temporale en vue latérale droite

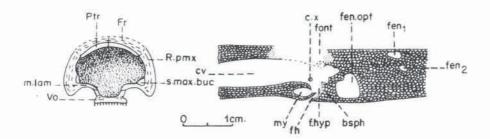


Fig. 3 – Saurichthys nepalensis n.sp. Région ethmoïdale, vue de face.

Fig. 4 — Saurichthys ornatus Stensiö. Section sagittale médiane à travers la région orbitotemporale et la partie adjacente de la région labyrinthique, les os dermiques étant enlevés ; d'après Stensiö.

du parasphénoïde (Psph) pourvu de stries de radiations et de sa longue étroite plaque dentée (pd.psph).

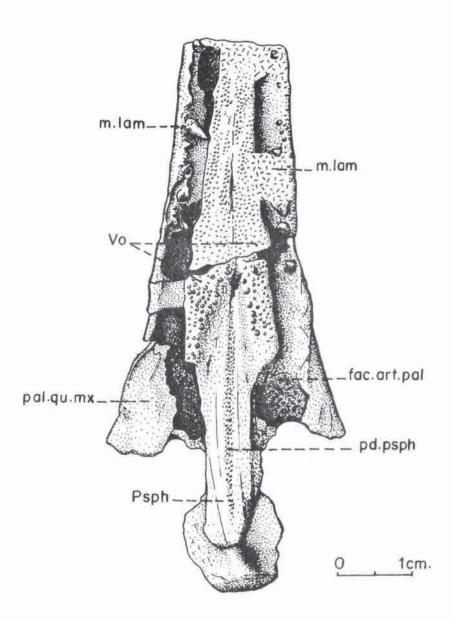


Fig. 5 - Saurichthys nepalensis n.sp. Fossile en vue ventrale.

Région orbitotemporale (Fig. 2, 5, 6, 7, Pl. I A, C, D)

Cette région est partiellement conservée du planum anteorbitale à la paroi antérieure du myodome postérieur. On peut l'observer en particulier sur la figure 2, et sur la reconstitution (fig. 7). Les orbites ne sont pas très grandes et sont en communication entre elles par la fenêtre optique (fen. opt.), petite, ventrale, en forme de haricot dont le hile est postérieur. Le septum interorbitaire est percé antérieurement par deux autres fenestrations assez grandes (fen. 1, fen. 2) qui font communiquer les orbites vers l'avant. Très mince près de la fenêtre optique et en avant de celle-ci, le septum s'épaissit au niveau des fenestrations antérieures, si bien qu'il y a une masse osseuse entre la fen1 qui est dorsale et la fen2 qui est ventrale, et un peu plus petite que la première. Ces ouvertures qui communiquent entre elles médianement sont homologues des myodomes antérieurs des Paléoniscidés (Nielsen 1942, Lehman 1952).

En arrière de la fenêtre optique, se trouve un os robuste, le basisphénoïde (Bsph), sur la partie postérieure duquel on voit la paroi antérieure du myodome postérieur (p. ant. my.).

A partir du basisphénoïde, vers l'arrière, le fossile apparaît comme sectionné sagittalement (fig. 2). On distingue en effet le profil médian de la cavité cérébrale qui contenait le cerveau antérieur (proc), et du chiasma optique (chasm.). Cette «coupe sagittale» rappelle celle de S. ornatus de l'Eotrias du Spitsberg, Stensiö 1925 (fig. 4). L'extrémité du proencéphale se prolongeait par les tractus olfactifs allant en direction des canaux olfactifs (c. olf.), puis des cavités nasales (nc) (fig. 6, 7). De l'encoche sur laquelle butait le chiasma partaient les nerfs optiques. D'après le fossile nous voyons que les parois latérales de la cavité encéphalique étaient constituées par les cloisons postéro-internes des orbites, comme chez S. madagascariensis (Pl.I E).

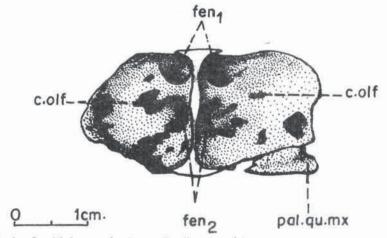


Fig. 6 - Saurichthys nepalensis n.sp. Fossile vu postérieurement.

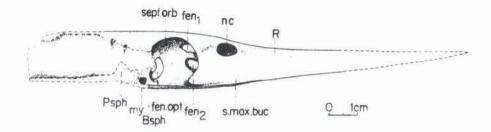


Fig. 7 - Saurichthys nepalensis n.sp. Reconstitution de l'endocrâne en vue latérale droite.

COMPARAISON AVEC LES FORMES DU SPITSBERG ET DE MADAGASCAR

Comme nous l'avons vu dans l'introduction, le genre Saurichthys a une grande répartition géographique; néanmoins les descriptions du crâne ont surtout porté sur les espèces triasiques du Spitsberg (Stensiö 1925, 1932) et de Madagascar (Beltan 1968).

Nous savons aussi que le «Fish horizon» du Spitsberg appartient à la partie moyenne du Trias inférieur (Stensiö 1921, Frebold 1935) ; il est par conséquent plus récent que le gisement à Poissons du Nord-Ouest de Madagascar, lequel date de la base de l'Eotrias (Piveteau 1934).

De ces données géologiques, on est tenté de penser que les espèces malgaches sont plus archaïques morphologiquement que celles du Spitsberg, lesquelles sont (entre autres remarques) moins ossifiées. Cependant à certains égards, les espèces du Spitsberg paraissent moins évoluées que celles de Madagascar : la fenêtre optique est plus petite, le quadratojugal est présent (et on sait que cet os disparaît dans les formes récentes d'Actinoptérygiens) ; il y a de même un susangulaire indépendant. Le quadratojugal et le susangulaire ne sont pas observés dans les formes de Madagascar qui montrent fréquemment un remplacement des canaux sensoriels par des pit lines, ce qui est un caractère évolué. Donc au total les Saurichthys du Spitsberg ne sont pas morphologiquement plus évolués que ceux de Madagascar, car il n'y a pas eu d'évolution progressive et régulière chez ce genre de l'Eotrias inférieur à l'Eotrias moyen. De plus nous remarquons, que la fenêtre optique, petite chez S. ornatus, grande chez S. wimani (du même «Fish horizon») est très développée chez S. madagascariensis. Ceci nous amène à conclure que le tissu osseux n'a pas toujours régressé régulièrement dans le même genre au cours des temps géologiques, et qu'il n'y a pas eu orthogenèse dans la régression de ce tissu.

En ce qui concerne le spécimen du Népal qui est de la base du Trias (Scythien), on constate une ossification très marquée. La fontanelle dorsale et la fenêtre optique (comme chez S. ornatus, «Fish horizon») sont petites. Le septum interorbitaire est très ossifié. Les orbites sont beaucoup moins développées que celles observées chez les Saurichthys de Madagascar et du Spitsberg. En revanche les fenestrations antérieures sont très grandes contrairement à ce qu'on remarque chez S. ornatus, et rappellent celles de S. madagascariensis qui provient de la base du Trias. En somme le Saurichthys étudié montre un mélange de caractères archaïques et évolués avec toutefois une prédominance des premiers.

Remarque — Bien que le spécimen analysé soit fragmentaire, il semble qu'il faille lui attribuer une nouvelle appellation spécifique : Saurichthys nepalensis n.sp.

Holotype – MNHN Spécimen Nº 1 P.N. I.P. (1) mesurant 7,5 cm environ, assez bien conservé, et représenté par une portion de crâne sectionné un peu en arrière des cavités orbitaires et vers la moitié de la longueur du rostre.

Niveau-type - Scythien, Trias inférieur.

Localité-type - Nord de Thini Gaon, région de la Thakkhola, flanc Nord-Ouest des Annapurnas, Népal.

Diagnose — Espèce très ossifiée possédant une petite fontanelle dorsale ; dents assez grosses dans la région postérieure des vomers ; orbite petite ; septum interorbitaire très ossifié ; petite fenêtre optique très reculée à position ventrale et en forme de haricot dont le hile est postérieur ; grandes fenestrations antérieures du septum interorbitaire.

REMARQUES PALEOBIOGEOGRAPHIQUES

Le genre Saurichthys est l'exemple même d'un groupe largement ubiquiste et dont on ne peut guère tirer, a priori, de renseignement d'ordre paléobiogéographique. Les Saurichthyidés étaient des poissons fusiformes, probablement très rapides et de mœurs pélagiques ; en cela, ils devaient ressembler aux Orphies (Belonidae) actuelles qui, bien que n'ayant aucun lien phylétique avec eux, présentent une allure assez voisine de la leur. Tout au plus peut-on supposer que la répartition des Saurichthyidés était principalement liée aux climats et aux courants marins, comme c'est le cas pour la plupart des poissons. Le genre Saurichthys est représenté, des le Trias inférieur, par plusieurs espèces qui ont essaimé très rapidement dans l'ensemble de la Téthys et de ses dépendances. Il n'est pas exclu qu'une étude comparative très détaillée des différentes espèces de ce genre, sur la base d'un matériel abon-

^{(1) -} P.N.I.P.: Poissons du Népal; Institut de Paléontologie.

dant, révèle l'existence de caractères permettant de les regrouper en fonction de leur origine géographique. Ainsi, les grandes fenestrations antérieures de la cavité orbitaire de *S. nepalensis* ne sont connues ailleurs que chez *S. madagascariensis* et pourraient être un caractère propre aux espèces vivant en bordure du Gondwana, mais elles peuvent aussi être un caractère lié à leur âge géologique et, par conséquent, n'ayant aucune valeur paléobiogéographique. D'une manière générale, il semble bien que les Saurichthyidés du Trias inférieur aient vécu dans des eaux relativement chaudes et dans des régions intertropicales. En effet, les gisements où ils sont connus (Colombie Britannique, Europe, Turquie, Nepal, Madagascar, Australie) étaient situés, au Trias, à des latitudes relativement basses.

RÉFÉRENCES

- BASSOULET, J.P. et COLCHEN, M., 1976 La limite Permien-Trias dans le domaine tibétain de l'Himalaya du Népal (Annapurnas-Ganesh Himal). Colloques Intern. Centr. Natn. Rech. Sci., 268, 41-52.
- BELTAN, L., 1968 La faune ichthyologique de l'Eotrias du N.W. de Madagascar : Le neurocrâne. Cahiers Paléont. Edit. CNRS, pp. 1-135, Paris.
- BELTAN, L., 1972 La faune ichthyologique du Muschelkalk de la Catalogne. Mem. Real. Ac. Cien. artes. Tier.ep. Num. 760, vol. XLI, Num. 10, pp.1-47, Barcelona.
- FREBOLD, H., 1935 Geologie von Spitzbergen der Bäreninsel des KönigKarl und Franz-Joseph Landes. Verlag von Gebrii der Borntraeger. Berlin.
- GRIFFITH, J., 1977 The Upper Triassic fishes from Polzberg (bei Lunz, Austria). Zool. Journ. Linn. Soc., vol. 60, no 1, p. 1-93, London.
- LEHMAN, J.P., 1952 Etude complémentaire des Poissons de l'Eotrias de Madagascar Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. Série 4, vol. 2, Stockholm.
- NIELSEN, E., 1942 Studies on triassic Fishes from East Greenland I. Glaucolepis and Boreosomus. Paleozool. Groenl. Copenhague.
- PIVETEAU, J., 1934a Paléontologie de Madagascar. XXI. Les Poissons du Trias inférieur. Contribution à l'étude des Actinoptérygiens. Ann. Paléont. vol. 23, Paris.
- SCHAEFFER,B. et Marlyn MANGUS, 1976 An early Triassic Fish assemblage from British Columbia. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., vol. 156, art. 5, New York.
- STENSIO, E, 1921 Triassic Fishes from Spitsbergen, Part. I; Vienna.
 - 1925 Triassic Fishes from Spitsbergen, Part. 2; Kungl. Sv. vet. Akad. Handl., série 3, vol. 2, Stockholm.
 - 1932 Triassic Fishes from East Greenland. Medd. om Gronland, vol 83, no 3, Copenhague.
- WOODWARD, A.S., 1895 Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History) Part. III. London.

Abréviations des figures et planche

a.car.ext

artère carotide externe

B Sph chasm c.olf

Basisphénoïde chiasma optique canal olfactif

ctrh

canal jugulohyoïdeomandibulaire

CV

cavité crânienne

CX

Pont à travers la partie ventrale de la cavité crânienne, qui est seulement su-

perficiellement ossifié, forme la partie superficielle du dorsum sellæ

D.Ex.scap fac.art.pal dermopteroticoextrascapulaire facette articulaire de l'autopalatin

fen1, fen2

fenestrations 1-2 du septum interorbitaire

fen.opt

fenêtre optique

fh fhyp ouverture ventrale de la fosse hypophysaire

font

fosse hypophysaire fontanelle

ioc

canal infraorbitaire

mec

mésencéphale lamelle longitudinale médiale du rostroprémaxillaire

m.lam my

myodome postérieur

nal, na2

narine antérieure, postérieure

Na.ant n.c.

nasaloantéorbitaire

cavité nasale

orb

orbite

pal.qu.mx

appareil palatocarré-maxillaire

p.ant.my

paroi antérieure du myodome postérieur

pd. psph

plaque dentée du parasphénoïde

P.sph

parasphénoïde

proc R. Pmx partie de la cavité cérébrale occupée par le télencéphale

Rostroprémaxillaire

sept.orb.

septum interorbitaire

s.max.buc

sillon pour le rameau maxillaire du trijumeau

spi

canal spiraculaire

tel trig.fac.ch télencéphale

chambre trigeminofaciale

tr.olf

tractus olfactif

Vo

vomer

V

nerf trijumeau.

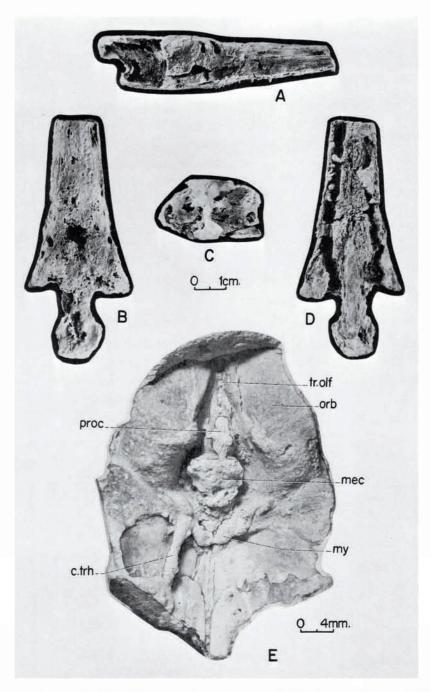


PLANCHE I – Saurichthys nepalensis n.sp.: A. vue latérale droite; B. vue dorsale; C. vue postérieure; D. vue ventrale. Pour A, C, D voir fig. 2, 6, 5; E. Saurichthys madagascariensis Piveteau. Région orbitotemporale, en vue dorso-interne et partie antérieure du remplissage de la cavité encéphalique.